

## 館岡亜緒\*: オーストラリアのウシノケグサ群について

Tuguo TATEOKA: Notes on the festucoid grasses in Australia

ウシノケグサ群(ウシノケグサ族+カラスムギ族+ハリノホ族+コムギ族)は温帯を中心として全世界にひろがっているグループであるが、いろいろの進化史的に興味ある様相を示している。このグループの分化の過程を現段階でできるところまで解析して今後の研究のための踏台を作ろうと思い、すでにいくつかの予報的な報文を本誌に発表したが、この報文ではオーストラリア(タスマニアを含む、以下同じ)にみられるウシノケグサ群についてのべる。

## 1. 自生種の概略

オーストラリアに自生しているウシノケグサ群は次の 14 属約 90 種である(括弧内の数字は種類数): *Hierochloe* コウボウ属 (2~3), *Polypogon* ヒエガエリ属? (1), *Agrostis* スカボ属 (16), *Deyeuxia* ノガリヤス属 (28), *Deschampsia* コメススキ属 (1), *Koeleria* ミノボロ属 (1~2), *Trisetum* カニツリグサ属 (1), *Amphibromus* (5), *Poa* イチゴツナギ属 (約 11), *Puccinellia* チシマドジョウツナギ属 (1), *Festuca* ウシノケグサ属 (9), *Echinopogon* (7), *Bromus* スズメノチャヒキ属(1), *Agropyron* カモジグサ属 (4)。なお *Alopecurus* スズメノテッポウ属の 1 種が自生品として記録されることもあるが、これは古い時代の帰化品であろうという意見が強いので除外した。

上述の 14 属のなかで *Echinopogon* と *Polypogon*? 以外の属は、いずれも分布の広い属で、北半球の温帯または南米の中南部にかなりの種類をもつものである。種のレベルにおいてオーストラリアに固有のものは 70 種をこえており、その固有率はほぼ 83% である。この固有率はマダガスカルにおいてのそれと大差なく(館岡 1964 参照)、オーストラリアのウシノケグサ群が長期間他の地域のものから隔離されてきたことを示している。一方 *Deyeuxia*, *Agrostis*, *Poa* などにはかなりの種類があり、オーストラリアにおいてのウシノケグサ群の種のレベルでの分化は弱いものではない。隔離されてから生まれた種類が相当数あることは疑いない。

上に *Polypogon*? としたものは *P. tenellus* R. Br. で、Gardner (1952) がのべているように、特異な形態をもち、真の *Polypogon* とはかなりずれていると思われるものである。*Polypogon* の近縁属として *Chaetotropis*, *Agrostis*, *Calamagrostis* などがあがるが、これらの属の限界はなお不明確な点を多分に残している (Björkman 1960)。*Polypogon tenellus* はあるいは独立の属とされるべきものかもしれない、もしそうならそれはオーストラリア西南部に固有の属ということになる。

*Echinopogon* はオーストラリア東部の温帯(とくに New South Wales)に分化の中心をもつ属である。この属に含まれる 7 種のうち、6 種はこの東部温帯に固有のもので、

\* 国立科学博物館 National Science Museum, Ueno Park, Tokyo.

*E. ovatus* (G. Forst.) Beauv. のみがこの東部温帯からオーストラリア西部の温帯、ニュージーランド、ニューギニアにわたって分布している。

*Echinopogon* の外部形態にはいろいろの特異な特徴があり、ウシノケグサ群に属することには疑いないが (Tateoka 1962), どの族に位置づけるべきかについては意見がわかれている。1 小穂 1 花で小軸突起は伸長し、穎はややかたく、包穎の中肋が太く、その背部にときに剛毛をもち、外穎の頂の直下または 2 裂片のあいだから太い直立する芒を生ずる (Hubbard 1935 参照)。この属の進化史的な位置の考察において次の 2 点が指摘される。(i) *Echinopogon* の形態には特殊化が認められ (上の記述参照), とくに原始性を示す特徴は認められない。(ii) *Echinopogon* にごく近縁と推定される属は全世界のウシノケグサ群のなかに見出されない。つまり, *Echinopogon* はウシノケグサ群の初期の分化において生じた古型の植物から、一つの派生物としておそらくオーストラリアで生まれ、中間型が現在では絶滅してしまったものと思われる。また *Echinopogon* の 7 種は相互に強くむすびついているので、その由来は単系統的なものであろう。

*Echinopogon* のもとになったと推定される植物として, *Festuca* 型, *Helictotrichon* 型, *Deyeuxia* 型の三つが考えられる。*Echinopogon* が 1 小穂多花の植物から由来したものなら、そのもとの植物は *Festuca* または *Helictotrichon* に似たものと考えられ、もとの植物が 1 小穂 1 花であったら、おそらく *Deyeuxia* に近い植物であったと思われる。これらのどれが正しいかはきわめて不明瞭である。とにかく、オーストラリアのウシノケグサ群は種のレベルで高い固有率をもつばかりではなく、*Echinopogon* のような特異な属を含むものである。

## 2. 西部温帯にみられる分化, 殊に地中海気候との関係について

オーストラリアのフロラは通常 Tropical Zone, Eremaean Zone, Temperate Zone にわけられ、ウシノケグサ群が生育しているのはその Temperate Zone, つまり図 1 に斜線をひいた地域である。小数の種類は Burbidge (1960) によって Temperate と Eremaean Zone の中間地帯とされている地域 (図 1 に点のうたれている地域) にも入っているが、Eremaean と Tropical Zone には完全に欠如しているとみて差支えない。

図 1 から明らかなように、Temperate Zone は東部と西部にわかれるが、この 2 地域は降雨の状態がはっきりと異なる地域である。東部温帯ではほぼ年間を通じて降雨があるが、西部温帯での降雨は気温の低い冬 (5 月～8 月) に限られ、他の季節では乾



図 1. オーストラリア温帯 (斜線の部分) と温帯と Eremaean Zone の中間地帯 (点のうたれた部分). (Burbidge 1960 による)

燥がはげしい。この西部温帯の気候はいわゆる地中海気候で、この地域のフロラは大きな特色のあることで知られている (Burbidge 1960)。

ウシノケグサ群において西部温帯に自生しているものは 11 属 22 種 (Gardner 1952) で、種のレベルではオーストラリア全体の約 1/4 である。その 22 種において、東部と共通の種類は 11 種、西部に固有の種類が 11 種で、種の固有率は 50% である。属のレベルでは *Polypogon* をのぞくと東部温帯と共通のもののみで、しかもその大部分はいわゆる cosmopolitan なものである。この概略から明かなように、西部温帯においてのウシノケグサ群の分化はごく小規模である。地中海気候はいうまでもなく地中海地方でよく発達しているが、地中海地方でのウシノケグサ群の分化は種のレベルでも属のレベルでもきわめて大きく、オーストラリア西部温帯においての分化ときわだった対照をなしている。

ウシノケグサ群のような草本において、地中海気候への適応をよく示す特徴の一つは年生である。つまり、高温で乾燥のはげしい夏期に根茎を維持して多年生の植物として生存をつづけるより、乾燥期のはじまる前に結実し、種子として乾燥期をこえる 1 年生の性質をもつ方が、種の維持や生活圏の拡大により適していることは疑いない。

表 1 は近年まとまったフロラのでている 14 地域においてのウシノケグサ群の種類の年生の調査結果である。環境条件により年生の変わる種類もあるが、それらについては、それぞれの地域においてより一般的に見出される年生をとった。また 2 年生といわれているものは 1 年生に含めた。表 1 の 1~6 の地域は地中海気候のもとにある地域である。その 2 と 3 は地中海地方の一部で、1 のイラクは地中海区系からはずされることもあるが、地中海気候のおよぶ末端にある地域である。チリー中部も地中海気候をもつ代表的な地域であるが、この地域については適切な文献がみあたらなかったので表 1 にあらわれていない。表 1 の結果は次のように理解される。

(1) 全種類に対する 1 年生の種類の比率が 50% をこえるのは 1~4 の地域で、いずれも地中海気候のもとにある地域である。ことにイラク平地では、生育する種類数はかなり多いが、その 93.9% が 1 年生である。これはイラク平地における地中海気候が砂漠気候に近い形であらわれていることと深い関係がある。イラク平地に緑色の草原がみられるのは冬から春にかけての短期間に限られ、他の季節では乾きあがった褐色の草原、またはほとんど砂漠の状態がつづく (Guest 1953)。このような環境のもとでは 1 年生の優位さがとくに増大する。

(2) 地中海気候のもとにあるにもかかわらず、カリフォルニアとケープ地方においての 1 年生の比率はごく低い (20% 以下)。その理由はこれらの地域が複雑な局地気候をもつことにあると思われる。最近 Stebbins and Major (1965) によつてのべられていることであるが、カリフォルニアでは、地形の複雑さとともに、夏に霧の多く発生する区域や、森林の発達により夏でも乾燥のはげしくない区域が、高温で乾燥のはげしい

表 1. 世界各地におけるウシノケグサ群の種類数と年生\*

	種 類 数 (多年生: 1 年生)	総数に対する 1 年生の比率
1. イラク平地	82 (5: 77)	93.9%
2. エジプト	84 (11: 73)	86.9%
3. 北アフリカ西部～中部	253 (104: 149)	58.9%
4. オーストラリア西部温帯	22 (10: 12)	54.5%
5. カリフォルニア	173 (139: 34)	19.7%
6. ケープ地方	48 (41: 7)	14.6%
7. イギリス	102 (76: 26)	25.4%
8. ミズーリ州	40 (32: 8)	20.0%
9. ケニア	40 (34: 6)	15.0%
10. 日本	90 (79: 11)	12.2%
11. ケベック	45 (42: 3)	6.6%
12. ガテマラ	35 (34: 1)	2.9%
13. アイスランド	40 (39: 1)	2.5%
14. ソビエト極北部	153 (151: 2)	1.3%

\* 引用文献は次の通りである。1, Rechinger (1964). 2, Täckholm (1956). 3, Maire (1953). 4, Gardner (1952). 5, Munz (1959). 6, Chippindall (1955). 7, Hubbard (1954). 8, Steyermark (1963). 9, Bogdan (1958). 10, 大井 (1953). 11, Louis-Marie (1953). 12, Swallen (1955). 13, Löve and Löve (1956). 14, Tzvelev (1964).

区域と入りくんでおり、また気温も地域的な変化に富んでいて、イラクやエジプトの夏と多分に異なっている。ケープ地方にも山地が多く、また夏の気温の等温線を見ると、カリフォルニアと同様にきわめて複雑である。夏にそれほど高温にならず、mesic な状態にある多くの区域があることが、カリフォルニアとケープ地方での1年生の種類の発達を顕著にしていらない要因であろう。

(3) 地中海地方からとられた2地域、つまりエジプトと北アフリカ西部～中部をみると、エジプトでの1年生の比率(86.5%)が北アフリカ西部～中部のそれ(58.9%)よりはるかに高い。エジプトでウシノケグサ群が生育しているのは、大体地中海に面した平地で、地中海気候が強く影響するが、北アフリカ西部～中部にはアトラス山脈をはじめとしていくつもの山脈があり、多年生の種類の生育にとってエジプトよりめづまれた条件があるためと思われる。

(4) 冬の寒さのきびしいソビエト極北部での 1 年生の比率は 1.3% できわめて低い。アイスランドにおいても同様の結果がでている。日本のように年間を通じて降雨のある地域でも 1 年生の比率は低い。このような気候のもとでは、1 年生への転化が促進されていないことは明らかである。

(5) 地中海気候以外の気候をもつ 7~14 の地域において、1 年生の比率は英国においてもっとも高い (25.4%)。英国には地中海地方から由来したと推定される種類がかなり入っているのも、1 年生の比率が高くなっているものである。他の地域、例えば日本でも、もし地理的に地中海地方に近い位置にあったとしたら、1 年生の比率はより高くなるものと思われる。

以上の (1)~(5) の考察から、ウシノケグサ群における年生が夏の気温と乾燥に強く関連していることが明らかである。オーストラリア西部温帯においては、1 年生の比率は 54.5% で北アフリカ西部~中部とほぼ同じである。ところがオーストラリア西部温帯は、北アフリカ西部~中部と違って地形が単調で、地中海気候の影響が広くゆきわたるので、その 1 年生の比率は期待されるより低すぎるように思われる。このことは、オーストラリア西部温帯においてのウシノケグサ群の種類の少なさや分化のまずしさに関連したものであろう。

### 3. マレーシアおよびニュージーランドのウシノケグサ群との関係

マレーシアのウシノケグサ群については研究の余地があまりにも多く、現在の段階でオーストラリアのものと対比しても大した意味はないかもしれない。オーストラリア温帯のフロラとの関係でもっとも注意せねばならないのは、いうまでもなくニューギニア山地のフロラであるが、この地域のウシノケグサ群についてはさいわい Hitchcock (1936), Chase (1939, 1943), Reeder (1950), Jansen (1953a, b, c), Hoogland (1958) らの報告がある。それらをまとめるとニューギニア産のウシノケグサ群は 13 属 44 種で、次のような特質が認められる。(i) 固有種は 33 種で、75% の固有率に相当する。(ii) 44 種のうち、ニューギニア以外のマレーシア地域と共通の種類は 9 種あるが、オーストラリアと共通の種類は 3 種にすぎない。(iii) アジア東部~マレーシア西部または北部からニューギニアまで達し、より東方または南方には入っていない属として 3 属 (*Anthoxanthum*, *Aulacolepis*, *Brachypodium*) あるが、オーストラリアから入りこんだと推定される属は *Echinopogon* のみである。以上の 3 点からして、ニューギニアのウシノケグサ群は高い固有率をもつが、マレーシアの西部または北部のフロラとのむすびつきが強く、オーストラリア温帯とのむすびつきははるかに弱いとみねばならない。このことは、マレーシアとオーストラリアのあいだの植物の交流において、マレーシアからの南下がオーストラリアからの北上よりはげしかったという見解 (Burbidge 1960, その他) と一致する事実である。

ニュージーランドのイネ科植物をまとめたものは Cheesman (1925) いろいろ発表され

ておらず、また、ニュージーランドの文献は入手しにくいので、筆者は現在の時点で理解されているニュージーランドのウシノケグサ群を十分につかむことができなかった。筆者に理解できた範囲でみると、ニュージーランド産のウシノケグサ群は 15 属で、そのうち 13 属はオーストラリアと共通のものである。オーストラリアと共通でない属が 2 属あるが、その 1 つは *Cockaynea* (*Elymus* エゾムギ属に近いもの) で、他の 1 つは *Alopecurus* で、これはさきにふれたようにオーストラリアに自生なのか帰化品か不明瞭なものである。オーストラリアに分布し、ニュージーランドに欠けている属として *Polypogon* がある。

オーストラリアとニュージーランドにまたがって分布している種類として 13 種ある。それらは特定の属に属するものではなく、10 属に属するものである。その 13 種のうち 3 種はニューギニアにもみられ、2 種はほぼ cosmopolitan なもの(但しニューギニアにはみられない)で、他の 8 種はオーストラリアとニュージーランドのみに分布するものである。その cosmopolitan な種類の 1 つは *Trisetum spicatum* (L.) Richt. であるが、Hultén (1959) によると、オーストラリアとニュージーランドの個体は *subsp. australiense* Hultén に属し、この亜種は他の地域からは知られていない。南米とオーストラリアのフロラのむすびつきは多くの議論にとりあげられているが、ニュージーランドにはみられずに、南米とオーストラリアにでてくる種類はウシノケグサ群には知られていない。南アフリカとオーストラリアに共通の種類も知られていない。結局、これまでに明らかになった範囲でみると、オーストラリアのウシノケグサ群はニュージーランドのそれとをもって強くむすびついている。

ウシノケグサ群においてのオーストラリア～ニュージーランド～南米のむすびつきについては前報(1965)でものべたが、ニュージーランドと南米南部とのむすびつきは上にふれた *Cockaynea* にも認められる。Zotov (1943) によると、この属はニュージーランドのほかに南米南端のフエゴ島にも分布するものである。

#### 4. ま と め

オーストラリアのウシノケグサ群は高い固有率をもち、長いあいだ他の大陸のものから隔離されていたことは疑いない。この大陸内での分化をみると、地中海気候をもつ西部温帯より、ほぼ年間を通じて降雨のある東部温帯においてよりはげしい。その分化は大体種のレベルでとどまっており、はっきりとオーストラリアで発展したと推定される属は *Echinopogon* のみである。西部温帯においてのウシノケグサ群の分化のまづしさは、同様に地中海気候をもつ地中海地方においての大きな分化といちじるしい対照をなしている。オーストラリアのウシノケグサ群はニュージーランドのそれとをもって強くむすびついている。オーストラリアとニューギニアのあいだのウシノケグサ群の交流はごく小規模であったと推定され、一方ニューギニアとマレーシア西部～北部のあいだでの交流はかなりの程度認められる。

## Résumé

The floristic relationships of the festucoid grasses found in the following regions were studied: Eastern Australia, South-West Province of Western Australia, New Guinea and New Zealand. It was pointed out that the flora of the festucoid grasses of Australia is considerably connected with that of New Zealand, though both of them have high proportions of endemism. Several subjects related to the evolutionary history of the festucoid group of grasses were also discussed.

## 引用文献

- 1) Björkman, S. O. 1960. *Symb. Bot. Upsal.* **17**: 1—112.
- 2) Bogdan, A. V. 1953. A revised list of Kenya grasses.
- 3) Burbidge, N. T. 1960. *Aust. J. Bot.* **8**: 75—212.
- 4) Chase, A. 1939. *J. Arnold Arb.* **20**: 304—316.
- 5) ——. 1943. *J. Arnold Arb.* **24**: 77—89.
- 6) Cheesman, T. F. 1925. *Manual of the New Zealand Flora.*
- 7) Chippindall, L. K. A. 1955. *The grasses and pastures in South Africa.*
- 8) Gardner, C. A. 1952. *Flora of Western Australia, Gramineae.*
- 9) Guest, E. R. 1953. *Kew Bull.* **1953**: 383—403.
- 10) Hitchcock, A. S. 1936. *Brittonia* **2**: 107—130.
- 11) Hoogland, R. D. 1958. *Blumea Suppl.* **4**: 220—238.
- 12) Hubbard, C. E. 1935. *Hook. Ic. Pl. tab.* 3261.
- 13) ——. 1954. *Grasses.*
- 14) Hultén, E. 1959. *Sv. Bot. Tidsk.* **53**: 203—228.
- 15) Jansen, P. 1953a. *Reinwardtia* **2**: 225—350.
- 16) ——. 1953b. *Acta Bot. Neerl.* **1**: 468—483.
- 17) ——. 1953c. *Acta Bot. Neerl.* **2**: 363—386.
- 18) Louis-Marie, P. 1953. *Flore-Manuel de la province de Quebec.*
- 19) Löve, A. and D. Löve. 1956. *Acta Horti Gotob.* **20**: 65—291.
- 20) Maire, R. 1953. *Flore de l'Afrique de Nord.*
- 21) Munz, P. A. 1959. *A California flora.*
- 22) 大井次三郎. 1953. *日本植物誌.*
- 23) Rechinger, K. H. 1964. *Flora of Lowland Iraq.*
- 24) Reeder, J. R. 1950. *J. Arnold Arb.* **31**: 320—328.
- 25) Stebbins, G. L. and J. Major. 1965. *Ecol. Monog.* **35**: 1—35.
- 26) Steyermark, J. A. 1963. *Flora of Missouri.*
- 27) Swallen, J. R. 1955. *Flora of Guatemala.*
- 28) Täckholm, V. 1956. *Students' flora of Egypt.*
- 29) Tateoka, T. 1962. *Bot. Mag. Tokyo* **75**: 336—343.
- 30) ——. 1964. *植研*, **39**: 332—339.
- 31) ——. 1965. *植研*, **40**: 220—224.
- 32) Tzvelev, N. 1964. *Flora Arctica URSS.*
- 33) Zotov, V. D. 1943. *Transact. Proc. Roy. Soc. New Zeal.* **73**: 233—238.